

УДК 581.154:575.26

ГОМОЛОГИЧЕСКИЕ РЯДЫ ПО ЧИСЛУ ХРОМОСОМ

А.А. МАХРОВ

(Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН)

Анализ литературных данных по кариотипам разных групп организмов — лососевидных рыб, грызунов, паразитических перепончатокрылых и злаков — позволяет сделать вывод о существовании гомологических рядов по числу хромосом. Обсуждаются возможные причины существования этих рядов: разная выживаемость особей с различным числом хромосом и крупные перестройки генома, ведущие к одновременному слиянию ряда хромосом.

Ключевые слова: гомология, кариотип, эволюция, отбор, хромосомы.

После публикации работы Н.И. Вавилова [4] появилось значительное число исследований, описывающих гомологические ряды разных организмов по различным признакам. Однако признаки кариотипа эти работы почти не затронули, исключение — статья Ю.Ф. Богданова [2], где описаны гомологические ряды изменчивости признаков мейоза.

Отметим также, что М.Д.Д. Уайт использовал для описания эволюции кариотипов «принцип гомологического изменения» («principle of homologous change»), который заменил позже понятием «кариотипической ортоселекции» [24]. Кроме того, в некоторых случаях (при сходстве основного числа хромосом) полиплоидные ряды, наблюдаемые у ряда растений [11], можно, видимо, считать гомологическими рядами.

В настоящем обзоре мы рассмотрим гомологические ряды по числу хромосом, не связанные с полиплоидией (по крайней мере, напрямую). Эти ряды возникают не в ходе увеличения, а в ходе снижения числа хромосом. В некоторых случаях такое снижение происходит независимо не только в линиях, происходящих от одного предка, но и ведет к неоднократному возникновению дискретных групп со сходным числом хромосом.

Такие случаи стали выявляться в последние годы. Это связано с тем, что в настоящее время накопился значительный массив данных о хромосомных числах разных групп организмов. Кроме того, начали активно применяться тонкие методы анализа эволюции кариотипа (в частности, дифференцированное окрашивание хромосом) и появились молекулярно-генетические методы, позволяющие выявлять филогению организмов и тем самым параллелизмы в эволюции кариотипа.

Нами рассмотрены только несколько «модельных» групп организмов, наиболее тщательно изученных кариологами в настоящее время. Весьма вероятно, что дальнейшие исследования позволят значительно увеличить число примеров гомологических рядов по числу хромосом.

Подотряд лососевидных (Scilmonoidei). Эта группа рыб объединяет семейства лососевых (Salmonidae), сиговых (Coregonidae) и хариусовых (Thymallidae). Представители семейства хариусовых имеют около 100 хромосом. У лососевых и сиговых рыб наиболее распространены кариотипы с числом хромосом около 80 и около 60 [обзор: 21]. Эти группы выражены настолько ясно, что их первооткрыватель Г. Свардсон [23] считал их полиплоидными рядами.

Однако в настоящее время известно, что все лососевидные происходят от общего предка — тетраплоида, у которого было около 112 хромосом [13]. В серии работ Ю.П. Зелинского [6-8] показано, что эти ряды связаны с диплоидизацией — скачкообразным слиянием групп хромосом, происходящим независимо в разных линиях (в частности, кариотипы с $2n$ около 60 независимо возникали, по крайней мере, 6 раз!). Таким образом, эти ряды (справедливо будет называть их рядами Свардсона-Зелинского) — яркое проявление гомологических рядов по числу хромосом.

Грызуны подсемейства Arvicolinae. У слепушонок (*Ellobius*) отмечены кариотипы с $2n=17$ (*E. hitescens*), $2n=36$ (*E. fisciocapillus*) и $2n=54$ (*E. talpimis*), что давало возможность предположить существование в пределах этого рода полиплоидного ряда. Однако это предположение не подтвердилось в ходе изучения количества ДНК у разнохромосомных видов [10].

Предполагается, что предковым для слепушонок был кариотип $2n=54$. Уменьшение числа хромосом происходило как в ряду *E. talpimis* — *E. fisciocapillus* — *E. hitescens*, так и независимо у другого вида этого рода, *E. talpimis*. В пределах последнего обнаружен «робертсоновский веер» с $2n=54-31$ [3]. Детальное исследование этого «веера» показало, что он сформирован, по всей видимости, за счет гибридизации форм с большим и малым числом хромосом [19].

Предковый кариотип серых полевок (*Microtus*) также имел $2n=54$; многие виды этого рода сохранили близкое число хромосом ($2n=46-62$). Уменьшение хромосом шло независимо у предков подродов *Stenocranius* ($2n=36$) и *Alexandromys* (2 изученных вида этого рода имеют кариотипы с $2n=30$ и $2n=41$) [18]. Известны виды этого рода и с еще более низким числом хромосом — $2n=17-18$ и $2n=24$ [20].

Паразитические перепончатокрылые (Hymenoptera). В монографии В.Е. Гохмана [5] после детального анализа кариологических признаков делается вывод, что исходным для этой обширной группы организмов было $n=14-17$. В ходе эволюции независимо и неоднократно происходило уменьшение числа хромосом сначала до $n=9-11$, потом также независимо в нескольких эволюционных ветвях — до $n=5-6$. Следует отметить, что речь идет о наиболее часто встречающихся кариотипах, в этой группе отмечены и другие хромосомные числа, но встречаются они реже.

Семейство злаков (Poaceae). В обзоре А.И. Щаповой [14], посвященном хромосомной эволюции злаков, отмечено, что «гомологическую изменчивость следует, вероятно, учитывать не только на организменном, но и на клеточном уровне». Реконструкция происхождения этих растений крайне сложна; однако, по крайней мере, один факт в эволюции этой группы имеет значение для нашей работы.

В ходе эволюции кукурузы она прошла полиплоидизацию; но полиплоид с $2n=20$ в результате как минимум 17 хромосомных перестроек быстро восстановил кариотип $2n=10$ [22]. Такая «циклическая» эволюция ярко показывает, что есть некие процессы, способные активно вести эволюцию кариотипа в определенном направлении. Эти процессы мы и рассмотрим в следующих разделах работы.

Крупные перестройки генома как причина возникновения гомологических рядов по числу хромосом

Независимое формирование в результате эволюции кариотипа дискретных групп, отличающихся по числу хромосом, может объясняться как минимум двумя не исключаящими друг друга причинами: разной выживаемостью особей с различным числом хромосом и крупными перестройками генома, ведущими к одновременному слиянию ряда хромосом.

Перестройки кариотипа, включающие слияние ряда хромосом, выявлены у нескольких групп организмов [17]. Возможные механизмы хромосомных перестроек, приведших к возникновению гомологических рядов по числу хромосом у лососевидных рыб, рассмотрены в работах Ю.П. Зелинского [6-8].

Весьма вероятно, что одновременные слияния ряда хромосом могут быть связаны с мобильными генетическими элементами [16]. Это в какой-то мере объясняет неоднократность таких событий в эволюции той или иной группы — мобильные элементы, связанные с определенными участками хромосом, могут вызывать сходные перестройки генома.

Адаптивность кариотипа

Представление об адаптивном значении кариотипа наиболее ярко отражено в работе [15]. Авторы считают, что каждой «адаптивной зоне» соответствует оптимальный кариотип. Эта точка зрения подтверждается приведенными выше примерами, хотя и нуждается в уточнении — каждой группе может соответствовать два или более оптимальных кариотипа.

Нужно отметить также, что связь кариотипа с определенным комплексом адаптаций может быть не прямой. Эксперименты на рассмотренных выше группах организмов — слепушонках [9] и злаках [14] — показали, что отбор в пользу особей с определенным числом хромосом идет и в искусственных условиях. Таким образом, «оптимальный» кариотип, вероятно, обеспечивает не столько повышенную адаптивность, сколько повышенную жизнеспособность особей.

Повышенная изменчивость кариотипа «молодых» групп, описанная Бикхемом и Бакером [15], скорее всего, не адаптивная радиация (иначе бы значительная часть возникших кариотипов сохранилась бы до «старости» групп), а следствие выживания носителей неоптимальных генотипов в период низкой численности группы, проникшей в новую адаптивную зону [1].

Работы, демонстрирующие наличие «оптимального» кариотипа, крайне важны с теоретической точки зрения, поскольку гомологические ряды неоднократно использовались противниками теории естественного отбора для обоснования возможности эволюции, направляемой фантастическими внутренними причинами (номогенеза, ортогенеза и т.п.). Наиболее полный обзор таких работ представлен в книге И.Ю. Попова [12].

Рассмотренные нами гомологические ряды по числу хромосом дают возможность отвергнуть подобные объяснения реально существующих закономерностей биологического разнообразия. Благодаря экспериментальным работам мы видим, что разнообразие хромосомных чисел ограничивается отбором, именно он ведет к преобладанию определенных вариантов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 11-04-00697).

Библиографический список

1. Артамонова В.С., Махров А.А. Генетические системы как регуляторы процессов адаптации и видообразования (к системной теории микроэволюции) // Современные проблемы биологической эволюции. Труды конференции. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея. 17-20 сентября 2007. М., 2008. С. 381—403.
2. Богданов Ю.Ф. Гомологические ряды изменчивости признаков мейоза: эволюция и консерватизм // Эволюция, экология, биоразнообразие. Материалы конференции памяти Николая Николаевича Воронцова (1934-2000). 26-27 декабря 2000 г. М.: УНЦ ДО, 2001. С. 60-75.
3. Борисов Ю.М., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н. Эволюция кариотипа рода *EUobius* (Microtinae, Rodentia) // Генетика. 1991. Т. 27. № 3. С. 523-532.
4. Вавилов Н.Н. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Саратов: Губполиграфотдел, 1920. 16 с.
5. Гохман В.Е. Кариотипы паразитических перепончатокрылых (Hymenoptera). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 185 с.
6. Зелинский Ю.П. Структура и дифференциация популяций и форм атлантического лосося. JL: Наука, 1985. 128 с.
7. Зелинский Ю.П., Махров А.А. Хромосомная изменчивость, реорганизации генома в филогенезе и систематические отношения благородных лососей *Salmo* и *Parasalmo* (Salmonidae) // Вопросы ихтиологии. 2001. Т. 41. № 2. С. 184-191.
8. Зелинский Ю.П., Махров А.А. Гомологические ряды по числу хромосом и перестройки генома в филогенезе лососевидных рыб (Salmonoidei) // Генетика. 2002. Т. 38. № 10. С. 1317-1323.
9. Ляпунова Е.А., Баклушинская П.Ю., Блехман А.В., Богданов А.С., Брандлер О.В. Динамика генофондов природных популяций животных при видообразовании // Динамика генофондов растений, животных и человека. Отчетная конф. М., 2005. С. 19-20.
10. Ляпунова Е.А., Ляпунова Н.А., Воронцов Н.Н. Генетика слепушонок (*EUobius*, Rodentia). Сообщение II. Количество ДНК, размеры ядер и суммарная длина хромосом у видов с кратными изменениями диплоидного числа хромосом // Генетика. 1979. Т. 15. № 8. С. 1480-1483.
11. Навашин М.С., Чуксанова Н.А. Число хромосом и эволюция // Генетика. 1970. Т. 6. №4. С. 71-83.
12. Попов П.Ю. Периодические системы и периодический закон в биологии. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 223 с.
13. Фролов С.В. Изменчивость и эволюция кариотипов лососевых рыб. Владивосток: Дальнаука, 2000. 229 с.
14. Щанова А.П. Эволюция базового числа хромосом в семействе злаковых (Poaceae Vamli.) // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2011. Т. 15. № 4. С. 769-780.
15. Bickham J. II', Baker R.J. Canalization model of chromosomal evolution // Bulletin Carnegie Museum of Natural History. 1979. №. 13. R 70-84.
16. Fontdevila A. Genetic instability and rapid speciation: are they coupled? // Genetica. 1992. V 86. R 247-258.
17. King M. Species evolution: the role of chromosome change. Cambridge: Cambridge University Press, 1993. 336 p.
18. Iemskaya N.A., Romanenko S.A., Golenishchev F.N., Rubtsova N.V., Sablina O.V., Serdukova N.A., O'Brien P.C.M., FuB., YigitN., Ferguson-Smith M.A., YangF., Graphodatsky A.S. Chromosomal evolution of Arvicolinae (Cricetidae, Rodentia). III. Karyotype relationships of ten *Microtus* species // Chromosome Research. 2010. V 18. P. 459-471.
19. Lyapunova E.A., Vorontsov N.N., Korobitsyna K.V., Ivanitskaya E.Yu., Borisov Yu.M., Yakimenko L.V., Dovgal V.Ye. A robertsonian fan in *EUobius talpinus* // Genetica. 1980. V 52/53. P. 239-247.
20. Modi W.S. Phylogenetic analyses of chromosomal banding patterns among the Nearctic Arvicolidae (Mammalia, Rodentia) // Syst. Zool. 1987. V. 36. P. 109-136.

21. Phillips R., Rab P. Chromosome evolution in Salmonidae (Pisces): an update // *Biological Reviews*. 2001. V. 76. P. 1-25.
22. Salse J., Feuillet C. Palaeogenomics in cereals: Modeling of ancestors for modern species improvement // *C. R. Biologies*. 2011. V 334. P. 205-211.
23. Svardson G. Chromosome studies on Salmonidae // Report Swedish State Inst, of Freshw. Fishery Res., Drottningholm. 1945. №. 23. 151 p.
24. White M.J.D. Animal cytology and evolution. L., N.Y.: Cambridge Univ. Press, 1973. 961 p.

HOMOLOGOUS SERIES BY CHROMOSOME NUMBER

A.A. MAKHROV

(A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Leninsky av. 33, 119071, Moscow, Russia)

Analysis of published data on karyotypes of various organisms groups of such as salmonid fishes, rodents, parasitic hymenopterans, and gramineous crops, leads to the conclusion that there are homological series with respect to the number of chromosomes. The possible reasons for the existence of these series are discussed, including differential survival of individuals with different numbers of chromosomes and large genomic rearrangements resulting in simultaneous fusion of a number of chromosomes.

Key words: homology, karyotype, evolution, selection, chromosomes.

Информация об авторе

Махров Александр Анатольевич — к. б. н., научный сотрудник Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН; e-mail: maklirov12@mail.ru